CAB INTERNATIONAL
MYCOLOGICAL INSTITUTE
LIBRARY
21 MAY 1991
Carbone

Extrait du 1er Congrès International de Microbiologie, Paris 1930.

L'IMMUNITÉ CHEZ LES PLANTES

PAR

le Professeur Domenico CARBONE
de l'Institut Sérothérapique de Milan.

On dit qu'un organisme est immun contre une maladie infectieuse lorsque cet organisme ne contracte pas cette maladie, même s'il se trouve en contact avec le microbe qui en est l'agent. Mais les innombrables nuances qui passent entre le parasitisme pathogène et les autres formes de symbiose, m'engagent à étendre la signification de ce mot et à y comprendre, plus généralement, cette impossibilité d'entrer en symbiose, d'une manière quelconque, avec des êtres inférieurs, impossibilité qui serait bien plus exactement définie par le nom de réfractariété. L'immunité — même ainsi conçue — a été l'objet de larges études pour ce qui se rapporte aux animaux ; au contraire, les recherches ayant trait aux plantes sont bien plus limitées soit en nombre qu'en profondeur, de manière que la synthèse que j'en vais faire s'appuie sur une base expérimentale qui n'est pas très ample, et même plusieurs des faits que je vais esquisser ici ont été observés uniquement en quelques cas et par quelques auteurs seulement. A la question que nous nous posons de savoir si ce cas particulier du plus ample chapitre de la réactivité vers les facteurs du milieu, se présente pour les plantes aussi, la réponse ne peut être qu'affirmative ; et c'est aussi affirmativement que nous allons répondre à la demande si pour les plantes aussi cette forme de réactivité est un phénomène vital. En effet, nous voyons que la microflore innombrable et multiforme du terrain ne pénètre pas les tissus des plantes vivantes ; de fait, ces tissus prélevés aseptiquement sont en général stériles ; et nous voyons aussi que même si une espèce végétale établit normalement des rapports symbiotiques avec des microorganismes — ce qui, par exemple, arrive chez les mycorhizes, — ces rapports se bornent, pour chaque plante, à des espèces microbiennes singulières et la pénétration de ces dernières est circonscrite à des tissus déterminés. Mais lorsque la plante meurt, elle est immédiatement envahie par la multiple microflore saprophyte qui en provoque la décomposition, ainsi qu'il arrive pour les animaux. Les réactions immunitaires, dans leur ensemble, nous apparaissent donc tout de suite, comme un phénomène général de la matière vivante : c'est-à-dire comme un terrain commun entre les animaux et les plantes. Mais jusqu'à quel point l'analogie se pousse-t-elle quand nous allons aborder l'argument de plus près, en analysant les détails de forme et de mécanisme ? C'est justement le but de ma relation que de tâcher de répondre à cette question.

Nous avons l'habitude de distinguer chez les animaux l'immunité naturelle de l'immunité acquise et nous divisons cette dernière en active et en passive.

Pour ce qui se rapporte aux plantes, l'immunité naturelle est étudiée plus à fond ; et les résultats de ces études ont déjà trouvé une vaste application dans la pratique.

Cette immunité est essentiellement liée au facteur génétique et au degré de spécialisation des parasites ; mais les conditions de milieu peuvent l'influencer surtout dans le sens quantitatif. Son mécanisme doit être recherché autant en des facteurs mécaniques et chimiques préexistants à l'attaque parasitaire, qu'en des réactions défensives consécutives à cette attaque ; tout cela trouve son équivalent même dans le champ de l'immunité animale. Particulièrement intéressantes — bien que moins étudiées — ce sont justement ces réactions défensives, puisque leurs mécanismes semblent avoir des points de contact avec ceux de l'immunité acquise. Plusieurs de ces réactions consistent dans la néoformation de barrières qui entravent l'envahissement parasitaire, arrivant même jusqu'à l'autoamputation de la portion infectée : la barrière est constituée tantôt par des épaississements locaux de la paroi cellulaire ou par la formation d'entières couches méristhématiques secondaires, tantôt par la sécrétion de substances impropres, au point de vue chimique, à la pénétration microbienne ou toxiques pour le microorganisme, ainsi que les tannins, les gommes, des cristaux de nature inconnue, les pigments. Ces derniers apparaissent souvent autour des zones de tissu envahies par les parasites et leur éventuelle importance comme éléments de défense serait digne d'une étude plus profonde. Parfois on a, au contraire, une digestion intracellulaire du germe envahissant, comparable à la phagocytose des animaux, et plus précisement à celle opérée par les phagocytes fixes, ainsi qu'on l'observe surtout chez les invertébrés. En général, l'on a, au cours de ces réactions défensives, des modifications de forme, de grandeur et de position des noyaux, modifications qui font penser que ces derniers participent, directement ou non, à la défense. Enfin, chez les plantes aussi, on observe l'existence d'un mécanisme immunitaire qui avait été récemment étudié chez les animaux : c'est l'immunité due à l'hypersensibilité, qui se montre particulièrement dans le cas de la rouille du blé et dans celui de l'infection du lin par *Fusarium lini*.

Par contre l'immunité acquise des plantes est moins étudiée, mais elle est plus intéressante à plusieurs égards Certains auteurs ont avancé des doutes sur la possibilité générique d'une pareille forme d'immunité chez les végétaux ; mais désormais l'on peut considérer bien démontré le fait qu'en réalité le traitement préalable, moyennant des germes atténués ou non, entraîne en plusieurs cas une résistance plus grande de la plante vis-à-vis du microorganisme correspondant, vivant et virulent.

Dans une monographie qui a paru récemment, mon collègue M. le professeur Arnaudi et moi, nous avons recueilli une série de dix-neuf couples de parasites, ou en tous cas de symbioses, et de plantes parasitées pour lesquelles cette façon d'immunité a été constatée par voie expérimentale. Après notre publication, j'ai eu connaissance d'un autre travail concernant ce même sujet. Il s'occupe d'une branche qui est tout à fait nouvelle pour ces recherches; c'est-à-dire, celle qui se rapporte aux phanérogames parasites. En effet, M. Heinricher a vu s'établir une immunité graduellement croissante, chez les poiriers qui avaient été infectés expérimentalement par du gui.

Certaines recherches de M. Montemartini ne sont pas moins intéressantes. En partant du fait que, en Italie du moins, les chênes sont endommagés par le blanc bien moins à présent qu'au commencement de cet envahissement épidémique (1900), cet auteur a tâché de répondre à cette question : si ce fait provient d'une atténuation du parasite ou bien de l'établissement d'une immunité chez le chêne. Je vais lui céder la parole, pour la description de ces expériences. Les voici :

« L'année passée j'ai pratiqué des expériences, pour constater si le phénomène de l'immunisation active est possible, sur douze petites plantes de *quercus sessiliflora*, qui provenaient des semences d'une même plante et qui étaient tout à fait jeunes, de façon à pouvoir ressentir plus facilement l'action du parasite. J'ai donc exposé pendant toute l'année, six de ces petites plantes aux attaques du parasite qui, en effet, s'est développé sur toutes les feuilles, tandis que les six autres plantes ont été protégées et gardées immunes au moyen de soufrages fréquement répétés. Lorsqu'en automne toutes les feuilles sont tombées, j'ai attendu le bourgeonnement du printemps et je n'ai appliqué aucun traitement aux bourgeons nouveaux des douze plantes. Or, lorsque le blanc est apparu aux premiers jours de juin, il a envahi assez abondamment les feuilles jeunes de cinq ou six petites plantes qui, l'année précédente, avaient été maintenues saines en vertu des soufrages, tandis que des six autres plantes ayant enduré la maladie, une seulement a été atteinte jusqu'à présent de la maladie même. Evidemment, comme il s'agit de plantes très petites, l'infection d'une seule saison végétative a suffi pour leur conférer une immunisation ; on peut dire qu'elle a été comme une vaccination naturelle.

» Ce que l'action du champignon a pu faire pendant une année dans une petite plante toute jeune, ne pourrait-il pas être fait, à travers quelques dizaines d'années, pour des gros arbres, avec l'aide de la sélection ?

» Je vais poursuivre l'expérience, pour voir jusqu'à quelle époque va persister l'immunisation due à l'attaque de la première année et de quelle manière vont se comporter les plantes protégées et celles qui seront attaquées pendant deux années consécutives ».

J'ai rapporté complètement l'expérience de Montemartini, afin d'en faire ressortir une particularité intéressante. Dans ce cas les organes destinés à la vaccination étaient surtout les feuilles ; et celles dont on vit augmenter la résistance envers le parasite ont été d'autres feuilles qui se sont développées après la chute des précédentes. Nous avons donc un état immunitaire qui passe de l'un à l'autre organe du même organisme, ainsi qu'il arrive pour les animaux ; il s'agit réellement d'un cas où l'on se rapproche des conditions de l'immunité générale d'une façon beaucoup plus nette que dans l'autre cas, bien plus largement représenté, de la vaccination faite à travers le système radical. Il faut remarquer aussi, dans ce cas, la durée de l'état immunitaire, qui a été la plus longue de celles que l'on a observées jusqu'à présent, car elle s'est prolongée à partir de l'automne jusqu'à juin, au moins. Probablement cette durée pourrait être mise en relation avec l'intensité de la vaccination naturelle, qui a été élaborée ici par l'action du germe virulent, pendant une entière saison végétative.

A ces cas d'immunité active acquise, on doit ajouter celui de la résistance à la superinfection : ce cas fut observé par MM. Hiltner et Störmer chez les légumineuses par rapport au *B. radicicola ;* par MM. Bernard et Magrou à propos des endophytes des orchidées et des pommes de terre ; par M. Smith, et surtout par M. Arnaudi à propos de *Pelargonium zonale* vis-à-vis de *B. Tumefaciens*.

Toujours dans le domaine de l'immunité acquise et d'après les recherches de M. Arnaudi avec le *B. Tumefaciens* sur les géraniums, la possibilité d'une sérothérapie préventive et curative moyennant le sérum d'animaux immunisés résulterait probablement tandis que les anciennes expériences de M. Ray plaident en faveur d'une action préventive et curative au moyen d'extrait de plantes vaccinées ; et même ce phénomène qu'on a appelé bactériophage a été démontré en phytopathologie aussi.

Les données que nous possédons à propos du mécanisme de la phyto-immunité acquise sont plus rares et d'une interprétation plus difficile.

Les caractères — pour ainsi dire — macroscopiques de la phyto-immunité acquise, présentent des analogies évidentes avec les caractères zoo-immunitaires. En effet, les plantes montrent des marques de souffrances pendant le traitement vaccinal et reviennent à la santé aussitôt après le traitement terminé ; ces souffrances sont pourtant évitées si la vaccination débute par des doses croissant par degrés, ainsi que M. Nobécourt l'a fait lors de la vaccination des haricots contre *Botrytis cinerea*. L'état immunitaire obtenu est plus ou moins solide, mais il est toujours évident ; il paraît qu'en général cet état ne persiste pas très longtemps, mais on n'a pas encore essayé la répétition de la vaccination qui, peut-être, pourrait le prolonger. On ne peut pas exclure que l'action toxique et l'action immu-

nisante du matériel vaccinant soient dues, toutes les deux, à la même substance, car Mlle Zoja a trouvé que les facteurs de ces deux actions se comportaient de la même façon par rapport à la température. La spécificité de l'immunisation a été recherchée seulement par très peu d'auteurs et par un petit nombre d'expériences ; mais les résultats de MM. Bernard, Magrou, Nobécourt et surtout de M. Arnaudi, plaident en sa faveur.

Enfin, quant à la partie la plus intime et la plus détaillée du mécanisme acquise chez les plantes, le peu de données que nous avons à notre disposition, me font croire que ce mécanisme se rapproche beaucoup de ceux qui ont été décrits pour l'immunité naturelle, dont ils pourraient représenter un éveil et une exaltation. Cette conception s'approche bien des connaissances actuelles sur l'immunité dans les animaux. En effet, dans le cas étudié par Mlle Benigni, on avait remarqué d'abord que les spores de *Ustilago maydis* germent dans le suc des petites plantes de maïs seulement si ces dernières appartiennent à des variétés non résistantes. Or, en vaccinant de petites plantes réceptives, l'on constatait que leur suc acquérait la propriété d'empêcher la germination des spores susmentionnées. Encore plus probant est le cas étudié par Mlle Zoja, pour le couple Blé-*Helmintosporium sativum*.

Lorsqu'on infectait les plantes vaccinées avec la moisissure, elles étaient recouvertes par le mycélium de cette dernière seulement à l'extérieur, tandis que dans les contrôles le parasite pénétrait dans les tissus, en pénétrant à l'intérieur des cellules. D'ailleurs, des faits analogues — comme le développement du parasite suivi de sa mort rapide sur les plantes vaccinées, ou bien d'un ralentissement de son action pathogène — ont été décrits par M. Nobécourt aussi, à propos de *Botrytis cinerea* sur le haricot, et par M. Arnaudi, à propos de *Blepharospora cambivora* sur le pois.

Cependant, le manque de pénétration de la part du parasite n'était dû ni à des substances microbicides ou antigerminatives, ni à une diminution de la stimulation chémotactique, mais à des facteurs histogènes. Et, en vérité, l'hypertrophie nucléaire qui, ainsi que nous l'avons vu, est dans les plantes une des manières les plus constantes de réaction aux infections et qui ne manquait pas comme résultat de la vaccination, était pourtant plus petite, vis-à-vis de l'attaque de la moisissure, dans les plantes vaccinées que dans les contrôles; et, en outre, c'est seulement chez les premières que l'on remarquait, après l'infection, de petites masses endocellulaires, dont l'aspect rappelait les résidus phagocytaires des mychoryses.

Le problème de la formation des anticorps dans les plantes est, au contraire, un peu plus étudié. Les recherches que l'on a accomplies jusqu'ici, ne sont ni négatives, ni affirmatives. Il est pourtant certain que l'on peut considérer comme très peu probable l'hypothèse que des anticorps, appartenant aux types connus dans la zoo-immunité, circulent dans la

sève du bois ou du livre, ce qui, sans doute, n'est pas dû à leur nature colloïdale, parce que les couleurs à l'aniline, le sérum et même les anticorps d'animaux peuvent circuler facilement dans la sève même. Mais cette recherche rencontre plusieurs obstacles, soit à cause des difficultés de technique, soit à cause de la présence normale, dans les sèves, de pseudo-anticorps, généralement inconstants et pseudo-spécifiques.

Ces derniers forment une catégorie un peu artificielle de substances, catégorie où sont, peut-être, classés aussi des anticorps congénitaux éventuels, et qui a, quand même, une certaine importance, peut-être, comme facteur de l'immunité naturelle.

Pour le moment l'on connaît des pseudo-anticorps qui masquent l'action des anticorps suivants : hémoagglutinines, hémolysines en général et ambocepteurs hémolytiques, antihémolysines, bactério-agglutinines, bactériolysines, précipitines. Leur pseudo-spécificité consiste dans le fait que, par exemple, la sève d'une même plante peut, lors d'un prélèvement, agglutiner le bactère typhique et non pas le *M. melitensis*, et lors d'un autre prélèvement elle peut se comporter d'une façon opposée.

J'ai déjà rappelé les difficultés de technique. En effet, on peut dire qu'avant nos recherches, cette dernière était exclusivement réduite à l'emploi des sucs de pressage provenant des organes végétaux étudiés; sucs qui, évidemment, représentaient un mélange artificiel de tous les liquides contenus dans les différents tissus des organes mêmes. Au contraire, nous avons voulu essayer de prélever des matériaux qui fussent le plus près possible des sèves effectivement circulantes dans la plante; et c'est pour cela qu'à travers une longue série d'essais, nous avons dû imaginer plusieurs dispositifs, parmi lesquels je vais vous présenter les plus récents et ceux qui répondent le mieux au but que l'on se propose.

Du peu de notions jusqu'ici acquises à ce sujet, nous pouvons déduire que la phyto-immunité a, en commun avec l'immunité animale, les faits suivants :

1° L'immunité est liée au fait de la vie; c'est-à-dire : plusieurs microorganismes respectent les êtres appartenant aux deux règnes de la nature, lorsque ces êtres sont vivants, pour les attaquer et les décomposer lorsqu'ils sont morts;

2° Il y a une immunité naturelle, primitive, et une immunité acquise, qui est la conséquence d'une précédente action du microorganisme pathogène, virulent ou atténué, ou de l'action de substances qui dérivent du microorganisme même;

3° L'immunité naturelle physiologique a sa base dans l'espèce; probablement les facteurs du milieu ont, vis-à-vis d'elle, une action seulement quantitative, c'est-à-dire qu'ils peuvent l'exalter ou la déprimer seulement, mais non pas la créer;

4° Pour ce qui se rapporte à l'immunité naturelle, il y a entre les deux règnes, des mécanismes, sinon identiques, très probablement analogues, ainsi que : la phagocytose par cellules fixes (particulièrement évidente, parmi les animaux, chez les invertébrés, et chez les insectes surtout); la formation de barrières isolantes (généralement de tissu conjonctif chez les animaux, et de tissu subéreux chez les plantes); les déformations nucléaires spéciales; la formation de cellules géantes polynucléaires; et encore, il y a des mécanismes plus complexes, tels ceux de l'immunité par hypersensibilité et de cette adaptation réciproque entre hôte et parasite qui permet l'existence du parasitisme non pathogène (porteurs sains);

5° Il y a cette attitude d'adaptation aux toxiques non antigènes qu'on nomme mithridatisme pour les animaux et dont on tâche, actuellement, de mettre en évidence l'analogie avec l'immunité acquise antitoxique;

6° Il y a en certaines maladies, l'immunité contre la superinfection;

7° Il y a des faits qui, même dans la phyto-immunité, plaident en faveur de la spécificité dans l'immunité active acquise;

8° Quelques mécanismes sont communs autant à l'immunité naturelle qu'à l'immunité acquise;

9° En dehors de l'immunité active acquise, les plantes aussi peuvent présenter une immunité passive.

Les analogies qui existent dans l'immunité entre les animaux et les végétaux, et que l'on a mises en évidence jusqu'ici, roulent sur des faits fondamentaux; elles tendent donc, dès à présent, à renforcer la conception d'une unité plus stricte dans les manifestations de la vie de ces deux règnes de la nature.

Nous poursuivons les études sur ce thème, surtout au point de vue du mécanisme de l'immunité acquise active.

BIBLIOGRAPHIE

Carbone (D.) et Arnaudi (C.). — L'immunità nelle piante. Monografie dell'Istituto Sieroterapico Milanese (Milano 1930, pagg. 274 ff. 42).

Heinricher (E.). — Allmähliches Immunwerden gegen Mistelbefall (*Zeit. f. wissen. Biologie*, Band 7, H. 2/3, 1929). — Der Kampf zwischen Mistel und Birnbaum (K. Akademie der Wissen. in Wien. Mathematisch Naturwiss., Klasse 93, 1916).

Hiltner et Störmer. — Neue Untersuchungen über die Wurzelknöllchen der Leguminösen und deren Erreger. (Arb. biol. Abt. fur Land und Forstwirtschaft am K. Gesundheitsamte, 1923).

Bernard (N.). — Sur la fonction fungicide etc. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, IX, t. XIV. 911).

Magrou (J.). — Symbiose et tubérisation (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, X, t. III, 921).

Montemartini (L.). — Est-ce que l'on va vers une immunisation des chênes contre l'oïdium ? (*Boll. Soc. Intern. Microbiologia, Sez. Italiana*, vol. II, fasc. 8, 1930).

Smith (E.-F.). — Bacteria in relation to plant diseases (Carnegie Institut, Washington D. C., 1911).

Arnaudi (C.). — Sull'immunità acquisita dei vegetali (*Atti Soc. It. Sc. Nat.*, 1925, vol. 64).

Ray (R.). — Culture et formes atténuées des maladies cryptogamiques de végétaux (*C. R. Acc. Sc.*, vol. 133, 1901).

Nobécourt (P.). — Contribution à l'étude de l'immunité chez les végétaux (Baillier, Tunis, 1928).

Zoia (A.). — L'immunità nelle piante (*Atti del R. Ist. Botanico Università di Pavia*, 1924).

Benigni (E.). — Note sull'Ustilago maydis (D. C.) Corda nella valle Padana (*Riv. pat. Vegetale*, XVII, 1927).

Arnaudi (C.). — Nuove esperienze sulla vaccinazione delle piante (*Riv. di pat. Vegetale*, anno XVIII, 1928).

IMP. CHAIX (SUCC. B). — 2665-31.